BRUTPFLEGE UND ONTOGENESE DES VERHALTENS BEIM EUROPÄISCHEN WILDSCHWEIN (*Sus scrofa* L.) UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER TAGESPERIODIK

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Heinz Gundlach
aus Bad Wildungen

Göttingen 1967

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544311_0056

Fotodruck: Andreas FUNKE, Offsetdruck
34 Göttingen, Wendenstraße 5b

BRUTPFLEGE UND ONTOGENESE DES VERHALTENS BEIM EUROPÄISCHEN WILDSCHWEIN (S u s s c r o f a L.) UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER TAGESPERIODIK

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Heinz Gundlach
aus
Bad Wildungen

Göttingen 1967

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7

Referent: Prof.Dr. G.BIRUKOW
Korreferent: Prof.Dr. P.AX

Tag der mündlichen Prüfung: 28.Juni 1967

INHALTSVERZEICHNIS

A. EINLEITUNG

B. MATERIAL UND METHODEN

C. BEFUNDE

I. Die soziale Organisation

II. Das Verhalten der Bachen vor der Geburt
1. Der Nestbau
2. Die Geburt

III. Die Ontogenese des Verhaltens
1. Das Verhalten der Muttertiere und der Jungtiere nach der Geburt
2. Das Saugverhalten
3. Zeitdauer der Saugphasen
4. Die Beziehungen zwischen Muttertier und Jungtieren

IV. Die Entwicklung der Verhaltensweisen und die Zuordnung zu bestimmten Funktionskreisen
1. Lokomotionsbewegungen
2. Verhaltensweisen der Ruhe
3. Körperpflege
4. Verhaltensweisen der Nahrungsaufnahme
5. Kampfverhalten
6. Paarungsverhalten
7. Nestbauverhalten

V. Tagesperiodisches Verhalten
1. Aktivitätsperiodik der adulten weiblichen Tiere
2. Beginn und Ende der Aktivität
3. Tagesperiodik und Verhalten
4. Die Aktivität im Verlauf der Ontogenese

D. ERÖRTERUNG DER BEFUNDE

E. ZUSAMMENFASSUNG

LITERATURVERZEICHNIS

A. EINLEITUNG

Die Ontogenese des Verhaltens bei Säugetieren und Vögeln wird durch den Reifegrad der Jungen bei der Geburt bzw. beim Schlüpfen aus dem Ei bestimmt. Es lassen sich auf Grund von morphologischen und anatomischen Merkmalen zwei Ontogenesetypen unterscheiden: Die Nesthocker und die Nestflüchter.
Die Nesthocker werden nach einer relativ kurzen Tragzeit in einem großen Wurf geboren. Sie sind unbehaart und blind und können sich noch nicht koordiniert fortbewegen. Eine bestimmte Zeit sind sie auf die Ernährung und den Wärmeschutz durch das Muttertier angewiesen.
Die Nestflüchter dagegen kommen allein oder mit wenigen Geschwistern nach einer entsprechend langen Tragzeit zur Welt. Sie sind behaart, können sich gerichtet fortbewegen, ihre Körpertemperatur regulieren und bedürfen nur für eine kurze Zeit der mütterlichen Ernährung.
(vgl. DIETERLEN 1963).

Die beiden Ontogenesetypen zeigen sich auch in der Entwicklung des Verhaltens (LORENZ 1935). Die angeborene Verhaltensweise des Nachfolgens wird bei jungen Graugänsen zu einem bestimmten Zeitpunkt während der Entwicklung an einem Objekt der Umgebung fixiert und ist irreversibel. Dieser als Prägung (LORENZ 1935) bezeichnete Vorgang vollzieht sich bei Nestflüchtern früher als bei Nesthockern.

Bei Säugetieren sind diese Erscheinungen weniger deutlich ausgeprägt. So untersuchten unter dem Gesichtspunkt der Verhaltensentwicklung BUBENIK (1965) das Reh (Capreolus capreolus L.) und den Rothirsch (Cervus elaphus L.), TSCHANZ (1962) das Mufflon (Ovis aries musimon, PALL!) und SCHLOETH (1958) das halbwilde Carmargue-Rind.

Beobachtungen an Schafen und Ziegen (COLLIAS 1956, KLOPFER 1964) und an Hausschweinen (GILL und THOMSON 1965) ergänzen dieses Material.

Nach FRÄDRICH (1965) nehmen die Suidae bezüglich ihres Verhaltens eine Sonderstellung im System der Ungulaten ein, was besonders bei der Betrachtung des Fortpflanzungsverhaltens und der Brutpflege deutlich wird.
Diese von den übrigen Huftieren abweichenden Verhaltensmerkmale scheinen mit der Stellung der Suiden im System zusammenzuhängen. Nach COLBERT (1965) bilden die Familien der Suidae (Schweine), der Dicotylidae (Pekaris) sowie die Hippopotamidae (Flußpferde) die Unterordnung der Primitiven Artiodactyla. Als Stammgruppe der Ungulaten können nach SIMPSON (1945) die Condylarthra angesehen werden. Zugleich lassen die Condylarthra nahe verwandtschaftliche Beziehungen mit den Insektivoren und Carnivoren (Creodonten) erkennen (THENIUS-HOFER 1960).

Im Rahmen der hier vorliegenden Arbeit wird das Verhalten des Europäischen Wildschweines (Sus scrofa L.) aus der Familie der Suidae unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens und der Ontogenese des Verhaltens untersucht. Bei der Analyse und beim Vergleich der verschiedenen Verhaltensweisen stellte sich heraus, daß viele davon tagesperiodisch verlaufen, wobei sich die tageszeitlichen Aktivitätsmuster während der Ontogenese ebenfalls verändern. Solche Zusammenhänge zwischen den Aktivitätszyklen und den verschiedenen Verhaltensweisen wurden daher auch in den Kreis der Untersuchungen miteinbezogen.

Meinem verehrten Lehrer,Herrn Professor Dr.G.BIRUKOW, danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und das Interesse,das er dem Fortgang meiner Arbeit entgegenbrachte.Herrn Prof.O.KOENIG (Wien) gilt mein Dank für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes an der Biologischen Station Wilhelminenberg in Wien und für die großzügige Unterstützung meiner Untersuchungen.
Herrn Prof.Dr. D.MÜLLER-USING (Institut für Jagdkunde, Hann.-Münden) bin ich für seine Bemühungen um das Zustandekommen von Freilanduntersuchungen im Forstamt Bad Lippspringe sehr dankbar.
Dank schulde ich weiterhin dem Forstdirektor der Stadt Wien,Herrn Dipl.Ing.Dr. H.TOMICZEK sowie dem Forstpersonal des Lainzer Tiergartens.
Den Herren Dr. H.KUCZKA und K.PHILIPP (Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen) gilt mein Dank für wertvolle Ratschläge zur Filmaufnahme.

III. Die Ontogenese des Verhaltens

1. Das Verhalten der Muttertiere und der Jungen nach der Geburt

Das Verhalten der neugeborenen Wildschweine steht in engem Zusammenhang mit der Funktionstüchtigkeit ihrer Körper- und Sinnesorgane bei der Geburt.
Die Körpergröße ist zwar verhältnismäßig gering,doch sehen sie bereits wie kleine Alttiere aus; sie sind fast vollständig behaart, die Sinnesorgane funktionieren gut, und sie bewegen sich koordiniert fort.
Der wichtigste Unterschied zu den übrigen Huftieren zeigt sich darin, daß die Frischlinge ihre Körpertemperatur in den ersten Lebenstagen nicht konstant zu halten vermögen.Dies ist bei Hausschweinen schon lange bekannt (HAFEZ, SUMPTION und JAKWAY 1962).
Die Wärmeregulation ist vielmehr nur dann möglich, wenn alle Individuen eines Wurfes dicht zusammenliegen.Die jungen Frischlinge liegen in den ersten Lebenstagen in einem geschlossenen Verband an der Bauchseite des Muttertieres.Nur selten verirrt sich gelegentlich ein Jungtier an die kühlere Rückenseite der Bache.Der Temperatursinn dürfte also gut entwickelt sein und ermöglicht das Aufsuchen des wärmsten Ortes im Nest.Die ♀♀ behalten die schon bei der Geburt beschriebene Seitenlage bei, die sie von Zeit zu Zeit ändern können.Während sie im Wurfnest stehen, betasten sie die Jungen mit der Rüsselscheibe und stoßen kurze Lockgrunzlaute aus.Vor dem Hinlegen scharrt die Bache Nestmaterial zusammen, durchwühlt den Boden und schiebt die Stoffe mit dem Rüssel zur Seite gegen den Nestrand.Dadurch wird verhindert,daß die Frischlinge beim Niedergehen der Bache erdrückt werden.
Wird ein Junges getreten oder gedrückt, so quiekt es laut auf, das ♀♀ ändert dann sofort seine Lage oder steht auf und grunzt röchelnd.Sowohl das Wühlen des ♀♀ vor dem Hinlegen als auch das Quieken der Jungen stellen

wirksame Schutzeinrichtungen dar, die Verluste unter den Neugeborenen weitgehend verhindern.
Die typischen Brutpflegehandlungen der meisten Säugetiere wie Belecken des Haarkleides und Trinken des Harnes fehlen beim Wildschwein und bei allen anderen Suiden. HEDIGER (1954) ordnet daher die Suidae dem " "passiven Brutpflegetyp" zu, dem auch die Tylopoden, die Pekaris und die Hippopotamiden angehören.

Während der ersten Phase der postpartalen Entwicklung sind die ♀♀ und die Jungtiere an das Wurfnest gebunden, das zur Thermoregulation beiträgt und auch einen gewissen Schutz bietet.
Die wenigen Literaturstellen vermitteln nur recht unvollständige Angaben über die Zeitdauer dieser Nestphase. Nach VERLINDEN (1953) und SNETHLAGE (1957) sollen sich die Frischlinge mit den Bachen in den ersten Tagen im Nest aufhalten und nach etwa 8 Tagen ihren Müttern in den Bestand folgen. FRÄDRICH (1965) beobachtete einige Würfe in einem kleinen Wildgatter und fand, daß die Jungen es am 5. Lebenstag verlassen und dem ♀♀ nachlaufen. Aus diesen Beobachtungen geht aber nicht hervor, ob sich die Bachen mit ihren Würfen in den ersten Tagen ausschließlich im Nest aufhalten oder es allmählich verlassen.

Es erschien daher lohnend, diesen ersten Abschnitt in der Jugendentwicklung quantitativ zu erfassen. Wie Abb. 11 veranschaulicht, verlassen die ♀♀ bereits einen Tag nach dem Werfen das Nest; die Jungen folgen dabei dem rhythmischen Lockgrunzen des Muttertieres. Der Wurf hält sich nur wenige Meter vom Nest entfernt auf, und die Bache bleibt mit ihren Frischlingen in akustischem Kontakt. Den ersten Aufenthalt außerhalb des Wurflagers benutzt die Bache zum Koten und Harnen. Auch wühlt sie im Boden und nimmt Nahrung auf. Beim Zurückkommen zum Nestplatz sind immer Nestbauhandlungen des ♀♀ zu

beobachten.Es scharrt zerstreutliegendes Material von außen im Rückwärtsgang an den Rand und drückt es mit dem Rüssel fest.Danach durchwühlt die Bache den Nestboden und schiebt sich ein.An den folgenden Tagen bleiben die Muttertiere mit den Jungen zunehmend länger außerhalb des Nestes (Abb. 11) und entfernen sich auch immer weiter davon.Kommt das ♀♀ zum Nest zurück, so baut es stets mehr oder weniger intensiv am Nest.
Die jeweils herrschenden Wetterbedingungen beeinflussen entscheidend das Verlassen des Nestes und die Zeitdauer des Aufenthaltes außerhalb.
Bei kaltem Wetter verlassen die Jungen die Nester nur für kurze Zeit.Erst im Laufe der Entwicklung verkürzt sich die Nestphase.Bei relativ warmen Tagestemperaturen dagegen können nur wenige Tage alte Tiere bereits längere Zeit außerhalb des Wurfnestes sein (vgl. Abb. 12).
Zum Ausruhen sind die Frischlinge nicht mehr unbedingt auf das Nest angewiesen, sondern ruhen dicht gedrängt im Bestand, während die Bache im Boden wühlt.
Je nach der Temperatur kann die Nestphase in diesem ersten Entwicklungsabschnitt lang oder kurz sein.
Folgende Beispiele sollen das belegen: Die Bache Nr. 1 verließ mit ihren 7 Frischlingen das Wurfnest am 8.April 1965, also 7 Tage nach der Geburt (vgl. Abb. 12) und suchte es in der folgenden Zeit nicht mehr auf.Ebenso verhielten sich zu dieser Jahreszeit mehrere andere Würfe, wie ich während der täglichen Kontrollgänge feststellte.Die ♀♀ Nr. 4, Nr.5 und Nr.6 hielten sich im März 1966 noch bis zu 14 Tagen in ihren Wurfnestern auf.

IV. Die Entwicklung der Verhaltensweisen und ihre Zuordnung zu bestimmten Funktionskreisen

Die Ontogenese des Verhaltens umfaßt als Teilprozesse das erstmalige Auftreten der Verhaltensweisen, die Reifung der angeborenen Elemente und den Einbau von Erlerntem, das im Laufe der Entwicklung wirksam wird. Die Darstellung des Verhaltensinventars einer Tierart macht die genaue Kenntnis der Verhaltensentwicklung notwendig. So hat sich wiederholt gezeigt, daß bestimmte frühontogenetische Anpassungen wie der Suchautomatismus einiger Kleinsäuger oder das Sperren junger Vögel während der Entwicklung verschwinden oder umgewandelt werden (PRECHTL u. SCHLEIDT 1950/51). In gleichem Maße, wie diese Kainogenesen (EIBL-EIBESFELDT u. WICKLER 1962) ganz oder teilweise abgebaut werden, reifen neue Verhaltensweisen heran. Häufig überschneiden sich die Reifung neuer und der Abbau alter Erbkoordinationen (LORENZ 1935).

Im folgenden wird versucht, die einzelnen Verhaltensweisen getrennt nach ihrem erstmaligen Auftreten in der Ontogenese darzustellen und nach Möglichkeit den verschiedenen Funktionskreisen zuzuordnen. Soweit erkennbar, werden auch Reifungsvorgänge berücksichtigt.

1. Die Lokomotionsbewegungen

Die Frischlinge stehen kurze Zeit nach der Geburt bereits auf allen vier Beinen und bewegen sich koordiniert fort. Bei einen Tag alten Tieren ist der für alle Suiden charakteristische Kreuzgang voll ausgebildet; bei schnellerer Fortbewegung ähnelt er einem Trippeln (vgl. MOHR 1960). In diesem Alter machen die Jungtiere auch schon kurze Sprünge und drehen sich dabei um die eigene Körperachse. Einzelne springen bereits auf die im Nest liegende Bache.

2. Verhaltensweisen der Ruhe

Die Jungen ruhen in den ersten Stunden und Tagen dicht zusammengedrängt an der Bauchseite des Muttertieres. Sie liegen parallel oder antiparallel nebeneinander, häufig auch übereinander. Diese Form der Ruhelage gewährleistet den bestmöglichen Kontakt und damit auch die notwendige Thermoregulation. Mit zunehmendem Alter wird das Ruheverhalten variabler.
Die Bauch- und die Seitenlage sind die bevorzugten Ruhe- und Schlafstellungen der erwachsenen Tiere. Bei den Jungen kommen alle Übergänge von der Reinen Bauchlage mit auf den Vorderbeinen aufgelegtem Kopf wie Bauchseitenlage mit ausgestreckten Hinterbeinen und die totale Seitenlage vor.

Mit dem Ruheverhalten korreliert sind das Gähnen und das Sichstrecken, zwei Verhaltensformen, die TEMBROCK (1962) dem sogenannten "Räkelsyndrom" zuordnet.
Diese Bewegungen sind ebenfalls artspezifisch und treten bei einzelnen Jungtieren schon wenige Stunden nach der Geburt auf. Der von FRÄDRICH (1965) für das Warzenschwein beschriebene Bewegungsablauf trifft ebenso für Sus scrofa zu. Die Form des Sichstreckens stimmt mit der adulter Tiere überein. Sehr häufig schütteln sich die Jungen danach.
In den ersten Lebenstagen treten die Verhaltensweisen des Gähnens, des Sichstreckens und des Sichschüttelns häufiger auf und stehen nicht immer in Zusammenhang mit dem Ruheverhalten.

3. Körperpflege

In diesem Funktionskreis lassen sich folgende Bewegungen unterscheiden: Sichkratzen, Sichreiben, Sitzrutschen, Wälzen und Suhlen.

a. Sichkratzen

Die Kratzbewegungen mit den Hinterbeinen beobachtete ich erstmalig bei einen Tag alten Tieren.Sie kratzen gerichtet mit einem der Hinterbeine vorwiegend die Seitlichen Kopfpartien (Abb. 31). Auch vereinzelte Kratzbewegungen zu dem Vorderbein der gleichen Körperseite und zu dem gegenüberliegenden Hinterbein sind zu beobachten. Das Kratzen in der Sitzstellung konnte ich weder bei Frischlingen noch bei adulten Tieren feststellen. Nach TEMBROCK (1957) kratzen sich Nagetiere und Raubtiere im Sitzen.

b. Sichreiben

Die häufigsten Komfortbewegungen sind das Reiben und das Sichscheuern an geeigneten Gegenständen. Sie treten in der Entwicklung etwas später als das Sichkratzen auf. Das dürfte damit zusammenhängen, daß die Wildschweine durch ihren von den meisten übrigen Paarhufern abweichenden Körperbau (Kurzbeinigkeit, relativ kurzer Hals) nur wenige Körperteile mit den Hinterbeinen erreichen können. Der eingeschränkte Aktionsradius der Hinterbeine und die Unfähigkeit, den eigenen Körper zu belecken oder zu beknabbern, scheinen die Häufigkeit und Intensität der Reibbewegungen zu fördern (TEMBROCK 1964).
Wenige Tage alte Frischlinge versuchen sich zunächst an weniger geeigneten Objekten wie z.B. am Nestmaterial oder an Artgenossen zu scheuern. Die Bewegungen laufen aber noch nicht voll koordiniert ab, und die Jungen fallen häufig um, da der nötige Widerstand fehlt.
Etwa im Alter von einer Woche suchen sie feste Gegenstände, vorwiegend senkrecht stehende Äste auf und reiben sich so wie die adulten Tiere.Sie stemmen sich mit der Körperseite fest gegen die Fläche und bewegen den gesamten Körper auf und ab sowie vor- und rückwärts. Zu dieser Zeit bevorzugen die Jungen auch schon eine bestimmte

Reihenfolge, indem sie zuerst die vorderen Partien (Kopf und Schulter) reiben und dann durch langsames Vorgehen die Scheuerbewegungen auf die Flanken und Keulen übertragen. Auch adulte Tiere scheuern von vorne nach hinten.
In dieser Phase der Entwicklung ist auch die Verhaltensweise des Sitzrutschens vollständig ausgebildet, die im Zusammenhang mit dem Komfortverhalten für alle Suiden typisch ist (FRÄDRICH 1965).
Die Frischlinge sitzen auf den Hinterkeulen (Abb. 32a) und ziehen ihren Körper nach vorn und nach hinten über die Unterlage (Abb. 32b). Die Vorderbeine sind in dieser Stellung maximal nach vorn gestreckt. Auf diese Weise scheuern die Tiere ihre Analregion.

4. Verhaltensweisen der Nahrungsaufnahme

Die auffälligste Verhaltensweise ist das Durchwühlen des Bodens mit der Rüsselscheibe, wodurch den Tieren pflanzliche und tierische Nahrung zugänglich wird. Das Abtasten des Untergrundes und Wühlbewegungen treten bei Frischlingen bereits im Alter von einem Tag auf, obgleich sie zu dieser Zeit noch keine festen Nahrungsstoffe aufnehmen.
Das erste "Interesse" an pflanzlicher Nahrung konnte ich vier Tage nach der Geburt beobachten. Die Jungen nehmen Gras oder auch Laubblätter auf, kauen darauf herum und lassen sie wieder fallen. Vom 12. Tage ab fressen die Frischlinge Gras und ausgestreute Maiskörner.
Die Filmbildanalyse hat ergeben, daß Erwachsene kleinere Nahrungsteile (z.B. Mais) mit der Zunge auflecken; Huftiere ergreifen im allgemeinen das Körnerfutter mit den Lippen.
Darüber hinaus sind adulte Wildschweine omnivor und fressen auch Fleisch.

5. Das Kampfverhalten

FRÄDRICH (1965) hat die Kämpfe der Suiden ausführlich beschrieben. Im Folgenden soll versucht werden, die Entwicklung des Kampfverhaltens soweit wie möglich zu verfolgen.

Entwicklungsphase I

Die recht vielgestaltigen Elemente des Kampfes treten bereits bei einen Tag alten Tieren auf und knüpfen die ersten innerartlichen Beziehungen zwischen ihnen. Später nehmen Häufigkeit und Intensität des Kampfverhaltens, das alle Individuen eines Wurfes erfaßt, zu (GUNDLACH 1965). Man kann folgende Bewegungselemente erkennen:

a. Frontalstellung : Beide Partner stehen sich frontal gegenüber (Abb. 33a).

b. Antiparallelstellung : Nach kurzem Nasenkontakt stehen sich beide Partner gegenüber (Abb. 33b).

c. Gegeneinanderstemmen : Die Tiere stemmen sich mit den Köpfen und der Schulter gegeneinander und versuchen, sich gegenseitig wegzuschieben.

d. Kopfheben und Kopfschlagen : Sie schlagen mit dem Kopf zur Seite nach dem Kopf oder der Schulter des anderen Partners und drehen sich im Kreise (Abb. 34).

e. Schnauzenstoß : Das angreifende Tier stößt mit dem Rüssel nach verschiedenen Körperstellen des Gegners.

f. Beißen :Während die Tiere in antiparalleler Stellung gegeneinander anstemmen und mit den Köpfen schlagen, versucht ein Partner, den anderen in die Halsregion zu beißen (Abb. 35).

g. Vornniedergehen :Der Vorderkörper wird gesenkt, die Vorderbeine sind nach vorn ausgestreckt oder in den Carpelgelenken eingeknickt.

h. Unterfassen :Der Angreifer schiebt seinen Kopf von vorn oder von der Seite unter den Vorderkörper des Gegners, hebt ihn hoch (Abb. 36a) und versucht ihn wegzuschleudern (Abb. 36b).

i. Anspringen :Der Frischling vollführt kurze bockige Sprünge auf der Stelle, dreht sich um die eigene Körperachse im Kreis und springt häufig einen anderen an (GUNDLACH 1965).

k. Verjagen :Vereinzelt flüchten Frischlinge und werden von anderen verfolgt. Der Verfolgende stößt und beißt den Flüchtenden in die hinteren Rückenpartien (Abb. 37).

Gelegentlich treten noch einzelne Verhaltenselemente auf, die in keinem direkten Zusammenhang mit dem Kampf zu stehen scheinen.
So legen sich die Tiere auf die Seite und verharren für kurze Zeit regungslos in dieser Lage ("Sich-tot-stellen"). Mehrere Frischlinge stoßen den Liegenden mit der Rüsselscheibe in die Seite (vgl. GUNDLACH 1965). Auch vorübergehende Bauchlagen und angedeutete Wälzbewegungen kommen vor.
Es läßt sich aber nicht entscheiden, ob diese Elemente

Übergangsphasen zwischen den einzelnen Kampfabläufen sind oder besonderen Funktionskreisen angehören.
Die kämpferischen Auseinandersetzungen lassen in den ersten Tagen noch keinen koordinierten Ablauf erkennen. Die einzelnen Elemente können in beliebiger Reihenfolge ablaufen, doch sind qualitative und quantitative Unterschiede im Auftreten der Bewegungsweisen erkennbar. So ist die Antiparallelstellung mit dem Gegeneinanderstemmen und Kopfschlagen besonders häufig, und ich möchte sie als die Hauptphase des eigentlichen Kampfes ansehen. Die auffordernden Bewegungen sind die Frontalstellung und der Schnauzenstoß. Sie leiten den Hauptkampf ein. Häufig fehlt dieser Abschnitt und die Tiere gehen sofort in die Gegensinnige Körperkontaktstellung über.
Das Beißen und das Unterfassen mit anschließendem Hochschleudern treten weniger oft auf. Diese Verhaltensweisen steigern in gewissem Maße die Intensität und Heftigkeit des Kampfes; der unterlegene Partner flieht dann, der Verfolger beißt und stößt in die hinteren Körperpartien (vgl. GUNDLACH 1965).
Der sehr variable Ablauf der einzelnen Handlungselemente, wobei bestimmte Bewegungen wie der Schnauzenstoß, das Kopfschlagen, das Drehen im Kreise und das Beißen oft wiederholt werden, weist einige Merkmale des Spielverhaltens auf (MEYER-HOLZAPFEL 1956).
Ebenso wie die Kampfpaare und -gruppen wechseln, können sich auch die Beziehungen zwischen dem Angreifer und dem Angegriffenen rasch ändern. Fehlt ein Partner, so machen einzelne Frischlinge bockige Sprünge, drehen sich im Kreise und wälzen sich andeutungsweise: diese Bewegungen wirken sehr wahrscheinlich stimulierend.
In den Wechselbeziehungen der Partner lassen sich nach TEMBROCK (1962) zwei Gruppen von Verhaltenssyndromen unterscheiden: Alternativverhalten und gleichsinniges Verhalten. Beim Alternativverhalten werden die Bewegungen immer nur von jeweils einem Kampfpartner voll ausgeführt.

Bei Sus scrofa sind dies der Schnauzenstoß, das Beißen, das Unterfassen und das Verjagen. Beim gleichsinnigen Verhalten zeigen beide Partner die gleichen Elemente. Hierzu gehören die Frontalstellung, die Antiparallelstellung, das Vornniedergehen, das Gegeneinanderstemmen und das Kopfschlagen.

Entwicklungsphase II

In diesem Abschnitt der Ontogenese treten neue Elemente des Kampfverhaltens auf und werden in die schon vor handenen Bewegungskoordinationen eingepaßt. Gleichzeitig werden einzelne Bewegungen zunehmend abgebaut. Dabei differenzieren sich allmählich die arttypischen Verhaltensweisen des ausgereiften Kampfes heraus. Dieser Entwicklungsphase läßt sich kein abgegrenzter Zeitabschnitt zuordnen, da sich der Entwicklungsprozess über einen längeren Zeitraum erstreckt.
Angedeutet treten die neuen Bewegungsweisen in der zweiten Lebenswoche auf und erscheinen voll koordiniert im Alter von vier Wochen.
Folgende Teilhandlungen des Kampfes ergänzen die bereits in der Entwicklungsphase I beschriebenen Verhaltenselemente:

1. Imponier- und Drohgebärden:

Sie gehen dem eigentlichen Kampf voraus, dabei fehlt der Körperkontakt. Die Partner stehen in einem bestimmten Abstand nebeneinander. Die Tiere heben den Kopf hoch und wenden sich dem Gegner zu. Die Rückenborsten sind aufgerichtet.
In dieser Stellung mit einander leicht zugewandten Köpfen können die Partner einige Meter nebeneinander hergehen. Dann holt eines der Tiere seitlich auf und dreht sich um. Nach einer vorübergehenden Frontalstellung

schieben sie sich aneinander vorbei und gehen in die Antiparallelstellung, in der sie die Schulter gegeneinander anstemmen. In dieser Stellung können die Paare einige Sekunden verharren. Die Rückenborsten bleiben weiterhin aufgerichtet. Die Frischlinge schlagen mit den Köpfen gegen die Schulter und die Kopf-Hals-Region des Gegners, gehen mit dem Vorderkörper nieder und versuchen, sich zu unterfassen und wegzustoßen. Dabei drehen sich beide im Kreis. Das Maul ist geöffnet, direktes Schnappen (Beißen) ist nur noch gelegentlich zu beobachten.

Während in der Entwicklungsphase I die Bewegungselemente in vielfältiger Kombination auftreten und oft wiederholbar sind, läßt die Phase II bereits eine gesetzmäßige Reihenfolge der Appetenzen und Handlungen erkennen. Es bilden sich bestimmte Kampfpaare heraus, und die arttypischen Elemente des Kampfverhaltens sind weitgehend koordiniert. Man kann jetzt zwischen den Imponier- und Drohgebärden und dem Kampf selber unterscheiden, bei dem die Partner in Körperberührung stehen.

Das Kampfverhalten Erwachsener

Das Kampfverhalten adulter Tiere konnte ich nur bei gleichaltrigen ♂♂ beobachten.
Dem ausgereiften Kampf gehen immer die einleitenden Bewegungen des Drohens und Imponierens voraus. Das Verhalten läuft wie folgt ab:

a. Kopf-tief-Drohen : Ein Partner zieht mit gesenktem Kopf zum Gegenpartner. Die Rückenborsten sind bei beiden aufgestellt und bewirken eine gewisse Oberflächenvergrößerung des Körpers.

b. Parallelstellung :Beide Partner stehen parallel in einem bestimmten Abstand nebeneinander.

c. Imponiergang :Beide gehen mit erhobenen Köpfen, die einander etwas zugewandt sind, nebeneinander her.

d. Seitliches Aufholen :Eines der Tiere holt seitlich auf und stellt sich mit der Breitseite vor den Partner.

e. Frontalstellung :Die Partner stehen sich naso-nasal gegenüber.

f. Antiparallelstellung: Beide Tiere schieben sich mit den Gegeneinanderstemmen Köpfen aneinander vorbei, stemmen sich mit der Kopf-Schulter-Region gegeneinander und versuchen sich wegzudrücken. Diese Position können sie längere Zeit (mehrere Minuten) beibehalten.

g. Unterfassen :Jeder Partner versucht, den Rüssel unter die Schenkelbeuge des anderen zu schieben und ihn durch eine Aufwärtsbewegung mit dem Kopf wegzudrücken.

Bei dieser Kampfform beißen sich die Tiere niemals; ernste Beschädigungen treten nicht auf. Hier liegt ein echter Kommentkampf vor, bei dem sich zwei möglichst gleichstarke Individuen nach strengen "Regeln" bekämpfen.

6. Das Paarungsverhalten

Bereits zwei bis drei Tage alte Frischlinge versuchen, auf gleichaltrige Artgenossen aufzusteigen. Am fünften Lebenstag reiten die Jungen vollständig auf , vollführen

Kopulationsbewegungen und reißen den Kopf mehrmals ruckartig in die Höhe (Abb. 39a). Es ließ sich leider nicht feststellen, ob diese Frischlinge ♂♂ oder ♀♀ waren. Diese Bewegungen entsprechen genau dem Verhalten der erwachsenen Keiler, die nach dem Paarungsvorspiel unter ruckartiger Aufwärtsbewegung des Kopfes aufreiten. Ein gesteigertes Sexualverhalten ist bei mehrere Monate alten Tieren ausgebildet, wo manchmal mehrere Frischlinge übereinanderstehen.
Bei Hausschweinen stellte FRÄDRICH (1965) vom 9. Lebenstag an regelmäßig Aufreiten auf gleichaltrige Tiere fest und sieht darin ein sexuell gefärbtes Spiel.

Lebenslauf

Am 29.9.1938 wurde ich, Heinz Gundlach, als Sohn des Oberförsters Willi Gundlach und seiner Ehefrau Ella, geb. Heinze, in Bad Wildungen geboren. Ich habe die deutsche Staatsangehörigkeit und gehöre der evangelisch-lutherischen Kirche an.
Vom Herbst 1944 bis zum Herbst 1947 besuchte ich die Volksschule in Frankenau, Kreis Frankenberg. Nach dem Besuch der Mittelschule in Spangenberg von 1947 bis 1951 wurde ich in das Realgymnasium zu Melsungen eingeschult und legte 1958 die Reifeprüfung ab.
Vom Sommersemester 1958 bis zum Sommersemester 1963 war ich an der Philipps-Universität Marburg mit den Studienfächern Biologie, Chemie und Geographie immatrikuliert.
Seit dem Wintersemester 1963/64 bin ich in der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Georg August-Universität Göttingen eingeschrieben.
Im Frühjahr 1964 begann ich meine Doktorarbeit unter der Leitung von Herrn Prof.Dr.G. Birukow am I.Zoologischen Institut der Universität.

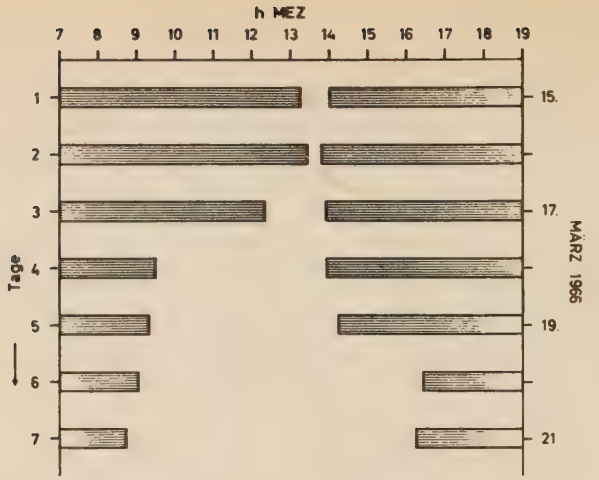


Abb. 11 : Die Zeitdauer des Aufenthaltes im Wurfnest am 1. bis 7. Tage nach der Geburt. Bache Nr. 4 mit 4 Jungtieren.

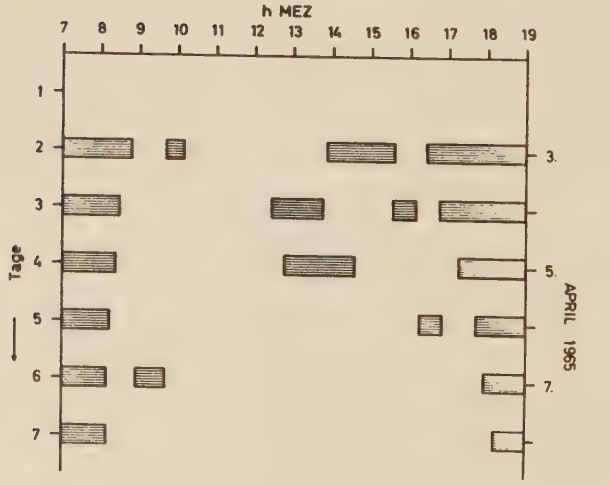


Abb. 12 : Die Zeitdauer des Aufenthaltes im Wurfnest am 2. bis 7. Tage nach der Geburt. Bache Nr. 1 mit 7 Jungtieren.

Abb. 32 : Komfortverhalten (Sitzrutschen)
a. Frischling sitzt auf den Keulen.
b. Frischling zieht den Körper nach vorn und nach hinten über die Unterlage (Holzstück). Der Pfeil gibt die Richtung der Bewegung an.

Abb. 33 : Kampfverhalten

a. Frontalstellung. Die Tiere stehen sich naso-nasal gegenüber

b. Antiparallelstellung. Die Tiere stehen gegensinnig und stemmen sich mit der Kopf-Hals-Region gegeneinander.

Abb. 34 : Kampfverhalten

a. Kopfheben. Beide Partner heben die Köpfe an.

b. Kopfschlagen. Die Tiere schlagen mit dem Kopf zur Seite nach dem Kopf oder der Schulter des Gegners.

Abb. 36 : Kampfverhalten

a. Unterfassen des Gegners. Der Angreifer schiebt seinen Kopf unter den Vorderkörper des Gegners,

b. hebt ihn hoch und versucht ihn wegzuschleudern.

Abb. 33

a

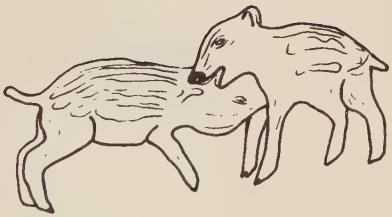
b

a

b

Abb. 34

Abb. 36



a

b

Abb. 35 : Kampfverhalten: Beißen
Beide Partner stehen gegensinnig. Ein Tier versucht, das andere in die Halsregion zu beißen. Das Maul ist geöffnet.

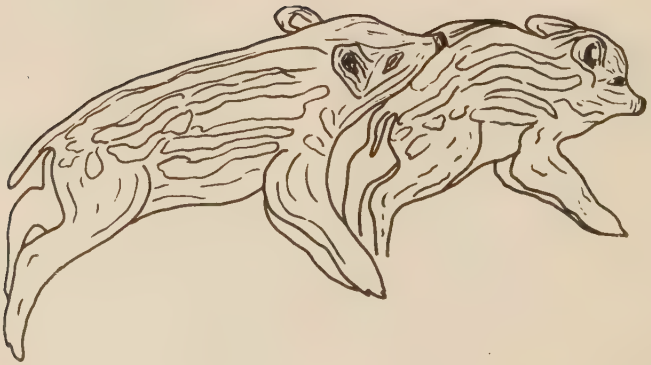


Abb. 37 : Verjagen
Das verfolgende Tier stößt und beißt das flüchtende in die hinteren Rückenpartien.

Abb. 39a : Paarungsverhalten
Aufreiten eines Frischlings mit Hochreißen des Kopfes (Richtung des Pfeiles).
Alter der Tiere: 5 Tage

Alle Zeichnungen nach Filmaufnahmen aus dem wissenschaftlichen Film E 949, GUNDLACH 1965.